

Spixiana	3	3	251-272	München, 1. November 1980	ISSN 0341-8391
----------	---	---	---------	---------------------------	----------------

Anatomie und Histologie der Nasenhöhle der Europäischen Wasserspitzmaus, *Neomys fodiens* (Pennant 1771), und anderer mitteleuropäischer Soriciden

(Insectivora, Mammalia)

Von
Brigitte Söllner

Institut für Zoologie (Lehrstuhl I) der Universität Erlangen-Nürnberg

Richard Kraft

Zoologische Staatssammlung München

Abstract

Anatomy and histology of the nasal cavity of the European Water Shrew, *Neomys fodiens* (Pennant 1771) and other central European shrews (Insectivora, Mammalia)

The anatomy of the nasal cavity and the size of the intranasal epithelia of five central European shrews (*Neomys fodiens*, *Sorex araneus*, *Sorex minutus*, *Crocidura russula* and *Crocidura leucodon*) were studied by means of serial cross sections. Number and arrangement of the turbinates in the five species are identical, differences in structure appear above all in the formation of the secondary lamellae. The receptor cell nuclei in the olfactory mucosa of *Neomys fodiens* are arranged in up to 10 layers, whereas the other species possess 12 or 13 rows. In *Neomys fodiens* the olfactory epithelium covers about 41% of the total inner surface of the cavum nasi, in the other species between 61,7 and 67,4%. The total amount of olfactory cells is in *Neomys fodiens* $3,7 \times 10^6$, in *Sorex minutus* $4,0 \times 10^6$ and in the other shrews studied between $5,1 \times 10^6$ and $6,5 \times 10^6$. The smaller size of the region olfactoria and the lower number of receptor cells in *Neomys fodiens* may be related to its aquatic feeding habits.

1. Einleitung

Der Bau der Nasenhöhle und ihre epitheliale Auskleidung ist für verschiedene Soricidenarten beschrieben (GANESHINA et al. 1957 für *Sorex araneus* und *Crocidura suaveolens*, SHARMA 1958 für *Suncus murinus*, GURTOVOI 1966 für *Sorex araneus*, WÖHRMANN-REPENNING 1975 und 1977 für *Sorex araneus* und *Crocidura russula*, SCHMIDT und NADOLSKI 1979 für *Crocidura russula*).

Keine entsprechenden Untersuchungen liegen für die Europäische Wasserspitzmaus, *Neomys fodiens* (Pennant 1771) vor, die auf Grund ihrer überwiegend aquatischen Er-

nährungsweise geringere Riechleistungen erwarten läßt als die terrestrisch jagenden Soricidenarten. Diese Vermutung wird durch die Befunde von STEPHAN (1967) und BAUCHOT und STEPHAN (1968) erhärtet, die bei Insektivorenarten mit semiaquatischer Lebensweise, nämlich *Neomys fodiens*, den Desmanen (*Desmana moschata* und *Galemys pyrenaicus*), der Otterspitzmaus (*Potamogale velox*) und dem Wassertanrek (*Limnogale mergulus*) ein im Vergleich zu nächst verwandten Arten geringeres Volumen des Bulbus olfactorius und eine Regression olfaktorischer Zentren feststellten.

Um Rückschlüsse auf das Riechvermögen zu erhalten, untersuchten wir den Bau der Nasenhöhle und die Ausdehnung des olfaktorischen Epithels bei der Europäischen Wasserspitzmaus im Vergleich zu terrestrisch lebenden Soricidenarten.

2. Material und Methode

Folgende Soricidenarten wurden untersucht (in Klammern die Zahl der untersuchten Exemplare):

U. Fam. Soricinae:

Neomys fodiens (Pennant 1771) (2)

Sorex araneus Linné 1758 (2)

Sorex minutus Linné 1766 (2)

U. Fam. Crocidurinae:

Crocidura russula (Hermann 1780) (1)

Crocidura leucodon (Hermann 1780) (2)

Alle Tiere stammen aus der Umgebung von Erlangen (Mittelfranken).

Für die lichtmikroskopische Untersuchung stellten wir von den Köpfen Serienquerschnitte – senkrecht zur Schädellängsachse – in einer Schnittdicke von 10 µm her. Dazu wurden die Tiere betäubt, dekapitiert und der Unterkiefer entfernt. Nach Fixieren in Susa und Entkalken nach KRISTENSEN (1951) erfolgte Entwässerung und Einbettung in Paraplast in der üblichen Weise. Gefärbt wurde mit Azan.

Um die Oberfläche der Epithelien in der Nasenhöhle bestimmen zu können, wurde ca. jeder 10. Schnitt fotografiert. Auf den Fotografien wurden die Grenzen der verschiedenen Epitheltypen markiert und die Oberfläche der Epithelien mit einem Kurvimeter nachgefahren. Die Berechnung der Flächen ergab sich aus der Summe der Produkte aus den gemessenen Strecken und den Abständen zwischen den Schnitten, dividiert durch den Vergrößerungsmaßstab.

Alle Zahlenangaben gelten für eine Nasenhöhle, da der gesamte Nasenraum durch das Septum nasi in zwei annähernd spiegelbildliche Hälften geteilt wird.

3. Ergebnisse

3.1 Morphologische und histologische Befunde für die Europäische Wasserspitzmaus

Größenverhältnisse:

Mit einer Länge von 13,6 mm für Tier 1 bzw. 18,0 mm für Tier 2 nimmt die Nasenhöhle der Wasserspitzmaus etwa $\frac{2}{3}$ der gesamten Kopflänge (21,5 bzw. 28,0 mm) ein. Im Vergleich zu seiner Länge weist das Cavum nasi nur eine geringe Höhe auf: auf einer Länge von ca. 9 mm steigt die dorso-ventrale Ausdehnung gleichmäßig von 1,0 auf

1,6 mm an (bzw. bei Tier 2 auf einer Länge von 12 mm von 1,0 auf 1,5 mm). Im letzten Drittel der Nasenhöhle, dem Bereich des Siebbeinlabyrinths, erreicht sie einen Maximalwert von 3,2 bzw. 2,6 mm. (Alle folgenden Größenangaben beziehen sich auf Tier 2.)

Regio vestibularis:

Der vorderste Abschnitt der Nasenhöhle, die Regio vestibularis, erstreckt sich bis zur Ebene des 3. Incisivus. In diesem Bereich ragen 3 Nasenmuscheln in das Cavum nasi: das Atrioturbinale, Nasoturbinale und Maxilloturbinale.

Das Atrioturbinale beginnt bereits im Bereich der äußeren Nasenöffnung: die durch Knorpelspangen gestützte dorsale Begrenzung der Fenestra narina faltet sich in das Nasenlumen ein und bildet das Atrioturbinale (Abb. 1 a). Seine knorpelige Stütze verkürzt sich caudalwärts, so daß es schließlich nur noch als wulstförmige Abfaltung der Seitenwand in das Cavum nasi ragt (Abb. 1 b u. c). Diese Abfaltung beherbergt ebenso wie der vom Septum ausgehende Gewebsvorsprung tubuläre Drüsen, deren Ausführungsgänge ins Nasenlumen münden.

An der Basis des Atrioturbinale verläuft der Tränennasengang (Ductus nasolacrimalis), der etwa 1,5 mm von der Nasenspitze entfernt ins Cavum nasi mündet (Abb. 1 b).

Auf der Ebene des 1. Incisivus endet das 4,2 mm lange Atrioturbinale. In gleicher Position setzt weiter caudalwärts, auf der Ebene des 2. Incisivus, das Maxilloturbinale an der lateralen Nasenwand an (Abb. 1 d). Atrio- und Maxilloturbinale sind durch die 1,6 mm lange Incisura atrio-maxilloturbinalis getrennt.

Das Nasoturbinale beginnt als drüsenreicher Schleimhautwulst etwa 1 mm hinter der Nasenöffnung (Abb. 1 c). Es durchzieht von hier als längste Muschel die gesamte Nasenhöhle und gewinnt caudad Anschluß an das Siebbein. Ab der Höhe des 2. Schneidezahns wird es von einer Knorpelspange gestützt (Abb. 1 d). An der Basis des Nasoturbinale verläuft der Ductus glandulae nasalis lateralis, der Sekrete von der umfangreichsten Nasendrüse, der Glandula nasalis lateralis oder STENOSCHEN DRÜSE (Abb. 1 h), ableitet und am rostralen Ende des Nasoturbinale ins Nasenlumen mündet.

Im Bereich der Incisura atrio-maxilloturbinalis werden die Knorpelspangen, die die Nasenhöhle bis dahin umgeben und diesem präcranialen Teil seine außerordentliche Beweglichkeit verleihen, von ventral und lateral durch die Prämaxillaria des Schädels ersetzt. Die Stütze des Nasoturbinale und das Septum nasi bleiben zunächst noch knorpelig, das Maxilloturbinale besitzt dagegen von Anfang an eine knöcherne Stütze.

Auf der Ebene des 2. Incisivus besteht zwischen dem Mundraum und dem Cavum nasi eine offene Verbindung über den Ductus nasopalatinus (Abb. 1 d). Von ihm zweigt der Kanal des Jacobsonschen Organs ab, der von hier in Aussparungen der Gaumenknochen nach hinten bis in den Bereich des 1. Molaren zieht (Abb. 1 e u. f).

Nach der Ausmündung des Ductus nasopalatinus wandert der Anheftungspunkt des Maxilloturbinale am Paries nasi in Richtung Nasenboden, das inzwischen mit einer knöchernen Stütze versehene Nasoturbinale dehnt sich nach ventrad aus (Abb. 1 e). Das Maxilloturbinale bildet in diesem Bereich zwei Seitenlamellen aus: eine kürzere dorsale und eine längere ventralwärts eingerollte.

Der gesamte rostrale Abschnitt des Vestibulums wird von Hornepithel ausgekleidet, das eine Fortsetzung der Epidermis des Rhinariums darstellt. Im Vergleich zur äußeren

Epidermis ist die intranasale Hornhaut aber viel schwächer ausgebildet. Caudad geht das keratinisierte Epithel unter Reduktion seines Stratum corneum allmählich – erst am Septum, dann am Tectum und Nasoturbinale – in ein 2–3 – reihiges, unverhorntes kubisches bzw. Zylinderepithel über. Auf der Ebene des 3. Incisivus, dem Übergangsbereich zwischen Vestibulum und Regio respiratoria, zeigen sich bereits Ausläufer des für die Regio respiratoria charakteristischen Flimmerepithels. Dieses erstreckt sich, vom Septum ausgehend, über Nasenboden, Tectum und die mediane Seite des Nasoturbinale.

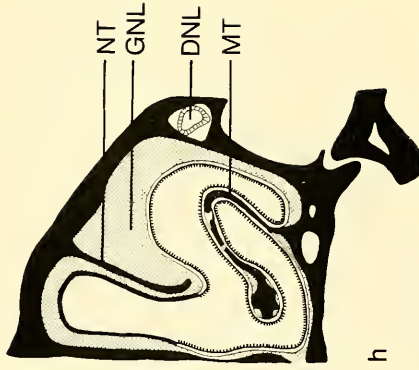
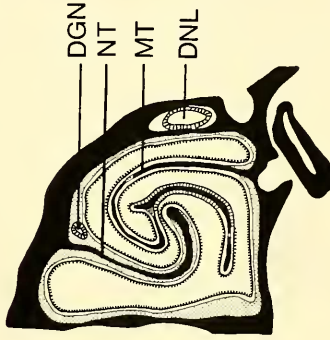
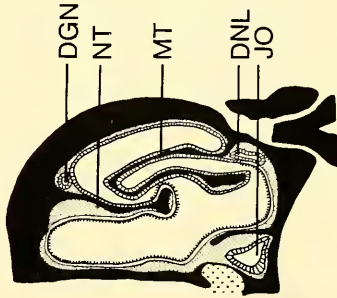
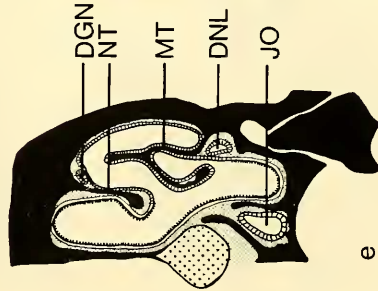
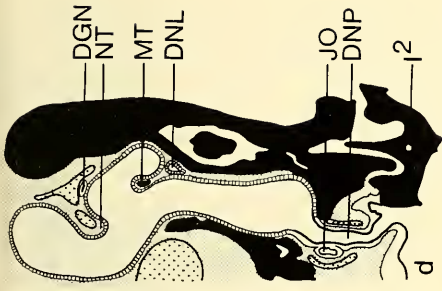
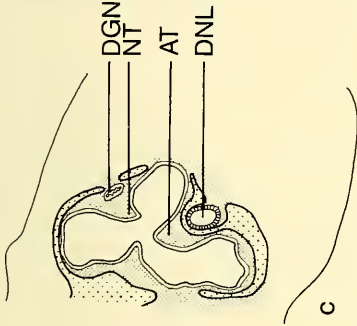
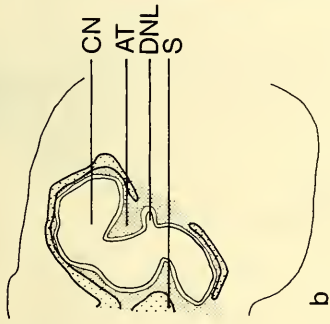
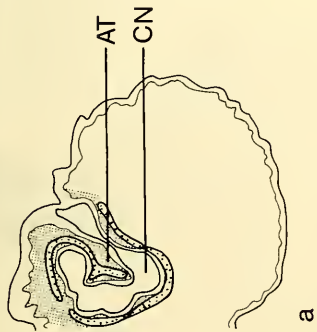
Regio respiratoria:

In der Regio respiratoria dehnen sich Naso- und Maxilloturbine stark aus, das Maxilloturbine erfährt zudem eine starke Formänderung: seine Ansatzstelle an der lateralen Wand wandert noch weiter ventralwärts, die dorsale Lamelle wird reduziert, so daß es nur noch aus einem auf- und einem absteigenden Schenkel besteht, die haarnadelförmig den Raum zwischen dem sich nach unten ausdehnenden Nasoturbinale und der Seitenwand einnehmen (Abb. 1f). Weiter caudad krümmt sich der absteigende Schenkel des Maxilloturbine S-förmig, das distale Ende des Nasoturbinale biegt in den vom Maxilloturbine gebildeten unteren Bogen ein (Abb. 1g). Auf diese Weise erfahren diese beiden Muscheln eine optimale Oberflächenvergrößerung und füllen das Cavum nasi zu einem großen Teil aus, so daß Anfeuchtung und Erwärmung der Atemluft in diesem Bereich bestens gewährleistet sind.

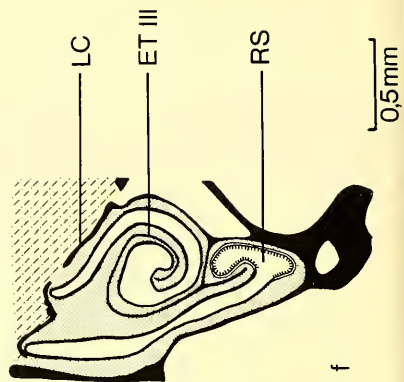
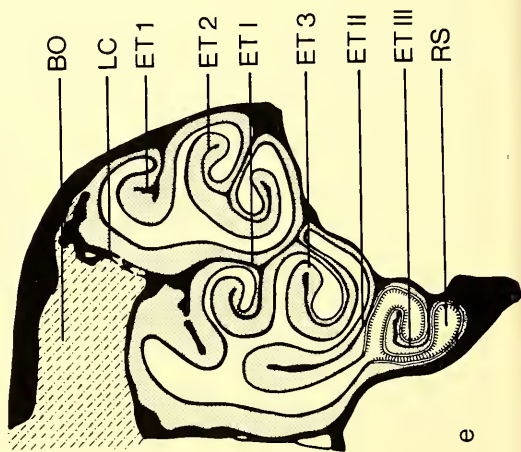
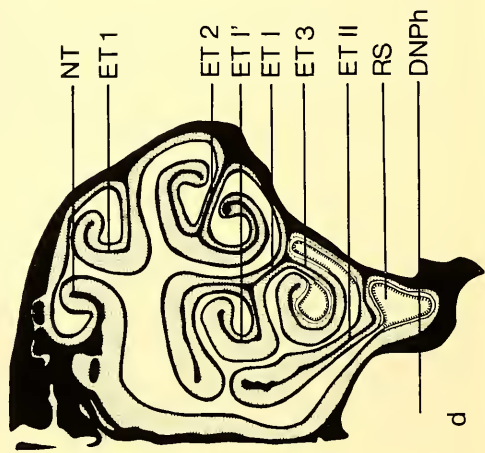
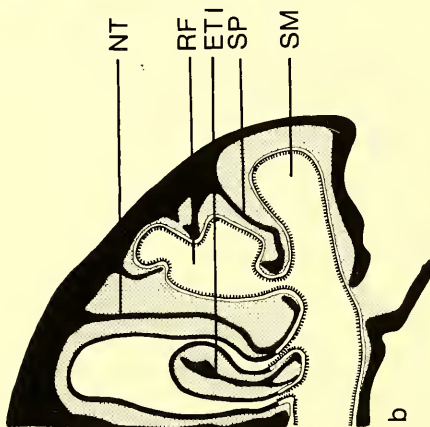
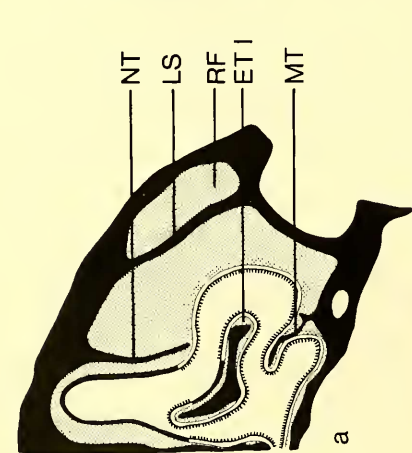
Diese Form des Maxilloturbine ist einzigartig unter allen in dieser Beziehung untersuchten Soricidenarten. Abb. 3 zeigt den Verlauf des Maxilloturbine von *Sorex araneus* in vergleichbaren Schnittebenen wie Abb. 1 e–g, ähnliche Form- und Größenverhältnisse finden sich bei *Sorex minutus*, *Crocidura leucodon*, *Cr. russula* sowie nach SHARMA (1958) auch bei *Suncus murinus*. Bei allen diesen terrestrisch lebenden Soricidenarten besteht das Maxilloturbine aus einer kurzen Basallamelle und 2 Seitenlamellen, erscheint auf den Querschnitten also T-förmig.

In der Regio respiratoria werden die gesamte Wand des Nasenlumens sowie Naso- und Maxilloturbine von Flimmerepithel ausgekleidet, lediglich das Maxilloturbine trägt in einzelnen Partien noch über eine längere Strecke flaches kubisches Epithel. Das Flimmerepithel besteht aus Flimmer-, Basal- und Becherzellen. Die zahlenmäßig überwiegenden Flimmerzellen durchziehen das Epithel in ganzer Höhe und tragen einen homogenen Cilienbesatz, ihre Form variiert von kubisch bis langgestreckt zylindrisch. Zwischen die Flimmerzellen sind in unterschiedlicher Dichte Becherzellen eingelagert, deren Kern im basalen Drittel der Zelle liegt, während ihr oberer Teil von dem dort sezernierten Schleim gefüllt ist.

Abb. 1: Querschnitte durch die linke Nasenhöhle von *Neomys fodiens*, Regio vestibularis bis R. respiratoria. AT = Atrioturbine, CN = Cavum nasi, DGN = Ductus glandulae nasalis lateralis, DNL = Ductus nasolacrimalis, DNP = Ductus nasopalatinus, GNL = Glandula nasalis lateralis, I² = 2. Incisivus, JO = Jacobsonsches Organ, MT = Maxilloturbine, NT = Nasoturbinale, S = Septum nasi. Weit punktiert: Knorpel, schwarz: Knochen, Zähne. Epitheldicken nicht maßstabsgetreu. – Cross sections through the left nasal fossa of *Neomys fodiens*, regio vestibularis up to r. respiratoria. Dotted area: cartilaginous elements, black: skeletal elements, teeth. Thickness of epithelia disproportionate.



Epitheltypen: — Horn-
 — kub. bzw. Zylinder-
 — Flimmer-
 — offfaktorisches E.



Charakteristisch für die Regio respiratoria sind ferner die großlumigen Gefäße, die in der Lamina propria von Maxillo- und Nasoturbinale parallel zu deren Längsausdehnung verlaufen und auf den Querschnitten durchweg quer getroffen sind.



Abb. 3: Verlauf (schematisch) von Naso- und Maxilloturbinal in der Regio respiratoria von *Sorex araneus*. – Schematic course of the naso- and maxilloturbinal in the regio respiratoria of *Sorex araneus*.

Im Bereich des Nasoturbinale sind die Gefäße dickwandig. Je nach Füllungsgrad vermögen sie das Nasenlumen zu verengen oder zu erweitern und somit den Zugang der Atemluft zu beeinflussen (BOJSEN-MØLLER u. FAHRENKRUG 1971). In der Lamina propria des Maxilloturbinalie liegen dagegen dünnwandige Gefäße in einer Reihe nebeneinander. Ihre Funktion dürfte in der Erwärmung der Atemluft liegen.

Im caudalen Teil der Regio respiratoria erscheinen zuerst auf dem Septum, dann auch auf Tectum und der dem Septum zugewandten Seite des Nasoturbinale Ausläufer des Riechepithels (Abb. 1h).

An der Grenze zwischen Regio respiratoria und Regio olfactoria beginnt die laterale oder STENOSche Nasendrüse (Abb. 1h), die von hier aus nach caudal immer mehr an Umfang gewinnt und sich in den Raum zwischen Nasoturbinale und Seitenwand schiebt. Hier nimmt auch der ins Vestibulum ziehende Ductus glandulae nasalis lateralis seinen Ursprung.

Regio olfactoria:

In der Regio olfactoria erfährt die innere Oberfläche der Nasenhöhle durch Ausbildung der Siebbeinmuscheln oder Ethmoturbinalia ihre maximale Ausdehnung (Abb. 2d u. e). Auf den Querschnitten lassen sich zwei Typen von Ethmoturbinalia unterscheiden: solche, die fast bis an das Septum reichen und nach PAULLI (1900) als Endoturbinalia bezeichnet werden. Zwischen den Endoturbinalia und von diesen gegen das Septum hin abgeschirmt liegen die Ektoturbinalia. *Neomys fodiens* besitzt wie die anderen Soricidenarten in jeder Nasenhöhle 3 Endo- und 3 Ektoturbinalia.

Verschiedene Autoren (SHARMA 1958, SCHMIDT und NADOLSKI 1979) rechnen das Nasoturbinale, das die gesamte Nasenhöhle durchzieht und in der Regio olfactoria mit Riech-

Abb. 2: Querschnitte durch die linke Nasenhöhle von *Neomys fodiens*, Regio respiratoria bis R. olfactoria. BO = Bulbus olfactorius, CI = Crus intermedium des Nasoturbinale, DNPh = Ductus nasopharyngeus, ET 1, 2, ... = Ektoturbinalie 1, 2, ..., ET I, II, ... = Endoturbinalie I, II, ..., ET P = Epturbinalie am ET I, LC = Lamina cribrosa, LS = Lamina semicircularis, RF = Recessus frontalis, RS = Recessus sphenoidalis, SM = Sinus maxillaris, SP = Seitenplatte. Weitere Abkürzungen und Symbolik wie Abb. 1. – Cross sections through the left nasal fossa of *Neomys fodiens*, regio respiratoria up to r. olfactoria. Further abbreviations and symbols see Fig. 1.

epithel überzogen ist, in diesem Bereich zu den Endoturbinalia, so daß deren Zahl für die Soriciden mit 4 angegeben wird. WÖHRMANN-REPENNING (1975) betont jedoch auf Grund unterschiedlicher ontogenetischer Bildung – Naso- und Maxilloturbinale aus dem Paries, die Ethmoturbinalia aus dem Septum des embryonalen Nasensackes – die Eigenständigkeit des Nasoturbinale und seine Abgrenzung gegenüber den Ethmoturbinalia.

Dennoch stellt das Nasoturbinale, wie aus den Querschnitten ersichtlich wird, keine strukturelle Einheit dar, sondern läßt von rostral nach caudal eine deutliche Dreiteiligkeit erkennen: Wie aus Abb. 2 a hervorgeht, hebt sich von der lateralen Nasenwand eine Knochenlamelle ab, die als Lamina semicircularis (WÖHRMANN-REPENNING 1975) bezeichnet wird. Sie wölbt sich immer mehr in Richtung Septum vor, legt sich an das Nasoturbinale an und verwächst mit diesem von dorsal nach ventral. WÖHRMANN-REPENNING (1975) bezeichnet diesen durch Verschmelzung von Nasoturbinale und Lamina semicircularis gebildeten Teil als Crus intermedium des Nasoturbinale und unterscheidet ihn so von seinem rostralen, freien Teil, dem Crus orale.

Caudalwärts verliert das Crus intermedium seine Verbindung zum Nasenboden, die nunmehr wieder einheitliche, freie Knochenlamelle bildet den 3. Abschnitt des Nasoturbinale, das Crus aborale. Die Knochenlamelle des Crus aborale krümmt sich haarnadel-förmig ein, so daß ihr distaler Teil mit dem basalen Abschnitt verwächst (Abb. 2 c). Der zwischen den Knochenlamellen liegende, von Drüsengewebe ausgefüllte Raum wird caudal immer mehr eingeengt, so daß das Nasoturbinale letztlich nur noch einen einfachen, in Richtung Ektoturbinale 1 eingerollten Riechwulst darstellt (Abb. 2 d).

Durch die Lamina semicircularis bzw. das Crus intermedium wird ein als Recessus frontalis (REINBACH 1952) bezeichneter Nasennebenraum abgegrenzt (Abb. 2 a), der rostral blind geschlossen ist und von Gewebe der lateralen Nasendrüse ausgefüllt ist. Im Bereich seiner maximalen Ausdehnung besitzt der Recessus frontalis ein kleines, mit Flimmerepithel ausgekleidetes Lumen.

Ein weiterer Nasennebenraum, der Sinus maxillaris, entsteht ventral vom Recessus frontalis, indem von der Seitenwand eine als Seitenplatte (PAULLI 1900) beschriebene Knochenlamelle in die Nasenhöhle vorwächst, die schließlich mit dem rostralen Ausläufer des Endoturbinale I und dem Nasenboden verwächst (Abb. 2 b u. c). Im Bereich der Abb. 2 b besteht eine offene Verbindung zwischen Recessus frontalis, Sinus maxillaris und der Nasenhöhle. Caudal ist der Sinus maxillaris blind geschlossen, sein Lumen ist wie das des Recessus frontalis mit Flimmerepithel ausgekleidet.

Die Ethmoturbinalia setzen an der Seitenwand und der Seitenplatte an, lediglich das Ektoturbinale 3 entspringt von der Basallamelle des Endoturbinale I.

Ektoturbinale 1, 3 und der vordere Abschnitt des Endoturbinale III sind einfache, dorsad eingerollte Muscheln, das Ektoturbinale 2 und der hintere Abschnitt des Endoturbinale III bestehen jeweils aus einer Basal- und zwei Seitenlamellen. Das Endoturbinale II stellt eine einfache Lamelle ohne Einrollung dar. Die umfangreichste Siebbeinmuschel ist das Endoturbinale I. Ihr dorsaler, in Richtung Septum eingerollter Wulst entsendet einen schmalen Ausläufer nach rostral bis in den Grenzbereich zwischen Regio respiratoria und olfactoria (Abb. 2 a u. b).

An der Basallamelle des Endoturbinale I setzt eine akzessorische, dorsad eingerollte Lamelle an (Epiturbinale nach BLENDINGER 1904 oder tertiäres Blatt nach PAULLI 1900).

Im hinteren Teil der Regio olfactoria schiebt sich der Bulbus olfactorius keilförmig über die Nasenhöhle, von ihr abgegrenzt durch die schräggestellte Siebbeinplatte oder

Lamina cribrosa des Ethmoids (Abb. 2 e u. f), durch deren Poren die Fila olfactoria der Riechzellen austreten. Nach und nach werden die Turbinalia in die Siebbeinplatte einbezogen, so daß die Höhe des Cavum nasi immer mehr abnimmt. Der am weitesten nach caudal reichende Abschnitt der Nasenhöhle, der Recessus sphenoidalis, wird vom Endoturbinale III ausgefüllt, das in diesem Bereich eine zusätzliche, dorsal eingerollte Knochenlamelle bildet (Abb. 2 f).

Über die Längenausdehnung der einzelnen Turbinalia im Cavum nasi von *Neomys fodiens* informiert das Schema in Abb. 4.

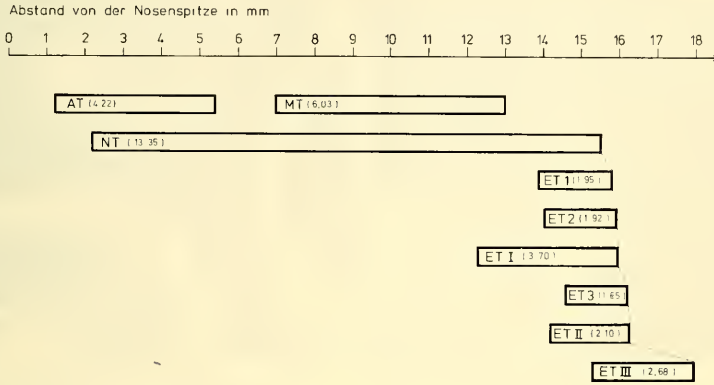


Abb. 4: Übersicht über die Längenausdehnung der Turbinalia von *Neomys fodiens* (Tier 2). Zahlen in Klammern: Länge der jeweiligen Nasenmuschel. Bezeichnung der Turbinalia wie in Abb. 1 u. 2. – Survey upon the length of the turbinals in *Neomys fodiens*. Numbers in brackets: length of the turbinals. Abbreviations of the turbinals see Fig. 1 and 2.

In der Regio olfactoria werden alle Turbinalia und fast die gesamte Wandung der Nasenhöhle von Riechepithel überzogen, nur die konkave Partie des Endoturbinale III, ein schmaler Bezirk der Seitenwand und der Recessus sphenoidalis tragen noch Flimmerepithel.

Das Riechepithel setzt sich zusammen aus Basal-, Stütz- und Rezeptorzellen (Näheres siehe die elektronenmikroskopischen Untersuchungen von SEIFERT 1970, KOLB 1971, ANDRES 1969 u. 1975 u. a.)

Die Perikarien der Riechzellen haben bei *Neomys fodiens* einen Durchmesser von 5,5–6 µm, der Kerndurchmesser beträgt 4–5 µm.

Die Höhe des Riechepithels variiert in den verschiedenen Bereichen, je nachdem, wieviele Rezeptorkernreihen übereinandergelagert sind. (Wegen der alternierenden Anordnung der Riechzellkerne wurden alle um eine halbe Kernbreite nach oben versetzten Kernlagen als eine Kernreihe gezählt.) Die größten Epithelstärken mit maximal 10 übereinandergelagerten Kernreihen und einer Dicke von 40–64 µm (eingerechnet den 5 µm starken olfaktorischen Saum) finden sich auf dem Septum, dem Tectum, der dem Septum zugewandten Seite des Nasoturbinale und allen konvex gekrümmten Teilen der Ethmoturbinalia (Abb. 5). Die Seitenwand und die konkav eingerollten Teile der Ethmoturbinalia tragen niedriges, 20–40 µm starkes Epithel.

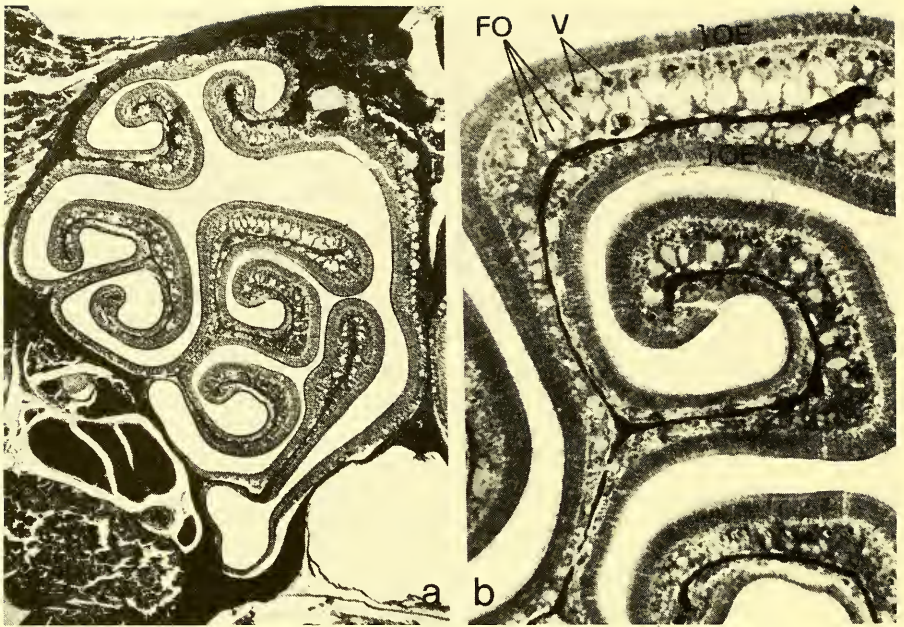


Abb. 5: a) Querschnitt durch die rechte Nasenhöhle von *Neomys fodiens* im Bereich des Siebbeinlabyrinths. b) Ausschnitt aus a. FO = Fila olfactoria, V = Venolen, OE = olfaktorisches Epithel. – Cross section through the right nasal fossa of *Neomys fodiens* in the part of the regio ethmoturbinalis.

Die Lamina propria des olfaktorischen Epithels wird von zahlreichen Gefäßen durchzogen (Abb. 5), die parallel zueinander in Schädellängsrichtung verlaufen. Diese dünnwandigen Venolen dienen vermutlich dem Anwärmen der Atemluft, nach WÖHRMANN-REPENNING (1975) kommt ihnen zudem eine ernährungsphysiologische Funktion für das Riechepithel zu.

In der Lamina propria verlaufen außerdem die zu Fila olfactoria zusammengefaßten Neuriten der Rezeptorzellen, die in den Schnitten meist quer angeschnitten sind.

Die für die Lamina propria der Säuger typischen BOWMANNschen Drüsen sind bei der Wasserspitzmaus in nur geringer Zahl vorhanden.

3.2 Vergleich mit *Sorex araneus*, *S. minutus*, *Crocidura russula* und *Cr. leucodon*

3.2.1 Anatomie des Cavum nasi

Die Nasenhöhle erstreckt sich bei diesen 4 Arten wie bei *N. fodiens* über $\frac{2}{3}$ (64–68%) der Gesamtkopflänge. Im Vergleich zu *Neomys* ist bei ihnen jedoch die Pars ethmoturbinalis, also der die Siebbeinmuscheln beherbergende Teil der Nasenkapsel, relativ länger: bei *Neomys* nimmt sie 32–33% der Nasenkapsellänge ein, bei *Sorex* und *Crocidura* 39–42%. Dementsprechend haben bei der Wasserspitzmaus die Siebbeinmuscheln die geringste Längenausdehnung.

Die Zahl der Turbinalia ist bei allen untersuchten Arten identisch, Unterschiede finden sich nur in ihrer Form und ihren Anheftungspunkten.

Auf die besondere Struktur von Naso- und Maxilloturbinale bei der Wasserspitzmaus wurde im letzten Abschnitt bereits hingewiesen. Die Bildung des Crus intermedium des Nasoturbinale verläuft bei den beiden *Crocidura*-Arten auf ähnliche Weise wie bei *Neo-*

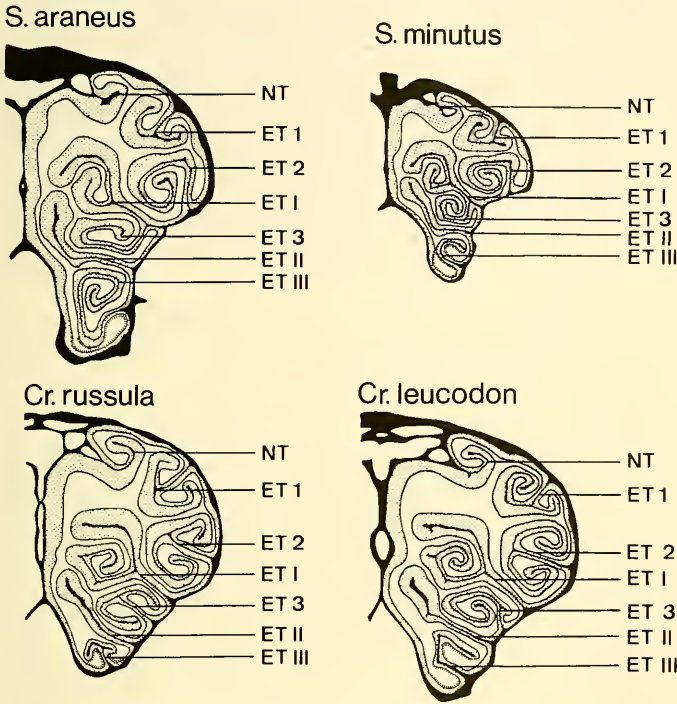


Abb. 6: Querschnitte durch das Siebbeinlabyrinth von *Sorex araneus*, *S. minutus*, *Crocidura russula* und *Cr. leucodon*. Abkürzungen und Symbolik wie Abb. 1 u. 2. – Cross sections through the regio ethmoturbinalis. Abbreviations and symbols see Fig. 1 and 2.

mys: die den Recessus frontalis begrenzende Lamina semicircularis buchtet sich an der Übergangsstelle zur Regio olfactoria nach ventromedial aus und verwächst von dorsal nach ventral mit dem Nasoturbinale. Bei *Sorex araneus* und *S. minutus* verschmilzt sie dagegen mit dem distalen Ende des Nasoturbinale, Lamina semicircularis und Nasoturbinale verwachsen also von ventral nach dorsal.

Von den Ethmoturbinalia hat nur das Endoturbinale I und II bei allen 5 untersuchten Arten einheitlichen Bau. Ansonsten finden sich Abweichungen, die stichpunktartig charakterisiert werden sollen (vgl. Abb. 6):

Ektoturbinale 1: bei *Neomys* einfach dorsomedial eingerollt, bei *Sorex* und *Crocidura* nur im Anfangsteil einfach, später mit zusätzlichem, dorsolateral gebogenen Knochenblatt, im Querschnitt daher pilzförmig.

Ektoturbinale 2: besteht bei *Neomys* und den beiden *Crocidura*arten auf ganzer Länge aus Basal- und zwei stark eingerollten Seitenlamellen, bei *Sorex* wird das dorsale Knochenblatt in der caudalen Hälfte der Regio ethmoidalis zurückgebildet, so daß das Ektoturbinale 2 dann einen einfachen, spiralig gewundenen Riechwulst darstellt.

Epiturbinale des Endoturbinale I: bei *Neomys* und *Sorex* vom dorsalen Wulst des Endoturbinale I und vom Endoturbinale II gegen das Septum hin völlig abgeschirmt, bei *Crocidura* umfangreicher, mit akzessorischen, kurzen Lamellen, wölbt sich zwischen diesen beiden Muscheln weiter in Richtung Septum vor.

Ektoturbinale 3: hat bei *Sorex* und *Neomys* die Form eines einfachen, dorsad gebogenen Hakens, seine Anheftungsstelle verschiebt sich von der lateralen Nasenwand auf die Basallamelle des Endoturbinale I. Bei *Crocidura* setzt das Ektoturbinale 3 auf ganzer Länge an der lateralen Nasenwand an, es trägt zwei Seitenlamellen, von denen die ventrale stets umfangreicher ist. Endoturbinale III: bei *Sorex*, *Neomys* und *Cr. leucodon* zunächst einfach, dorsad eingerollt, auf der 2. Hälfte seiner Längenausdehnung mit ventraler Seitenlamelle. Bei *Cr. russula* von Anfang an bilamellär.

Neben diesen auffälligen Strukturunterschieden findet sich bei den Crocidurinae die Tendenz zur Ausbildung kleiner, akzessorischer Seitenlamellen (v. a. am Endoturbinale I, Epiturbinale und Endoturbinale II), die die äußere Muschelstruktur allerdings nur wenig beeinflussen.

3.2.2 Epitheliale Auskleidung des Cavum nasi

Die Verteilung der Epithelien in der Nasenhöhle entspricht bei den untersuchten *Sorex*- und *Crocidura*arten der von *Neomys fodiens*. Lichtmikroskopisch feststellbare Unterschiede sind bei Horn-, Zylinder- und Flimmerepithel nur quantitativer Natur. Dagegen bestehen beim olfaktorischen Epithel strukturelle Unterschiede hinsichtlich Verteilung und Form der Rezeptor- und Stützzellkerne (vgl. Abb. 7).

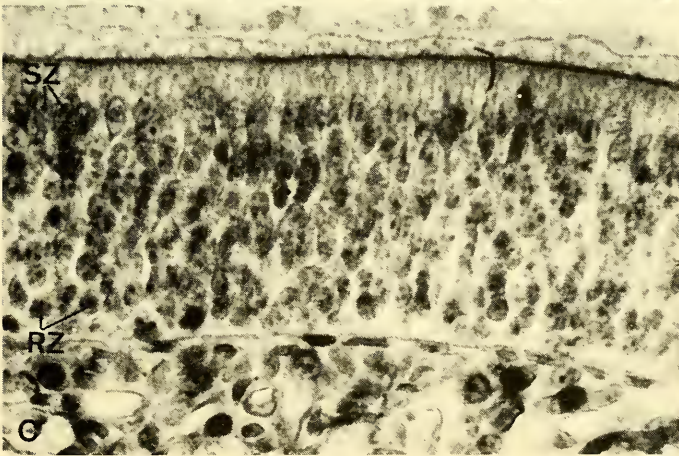
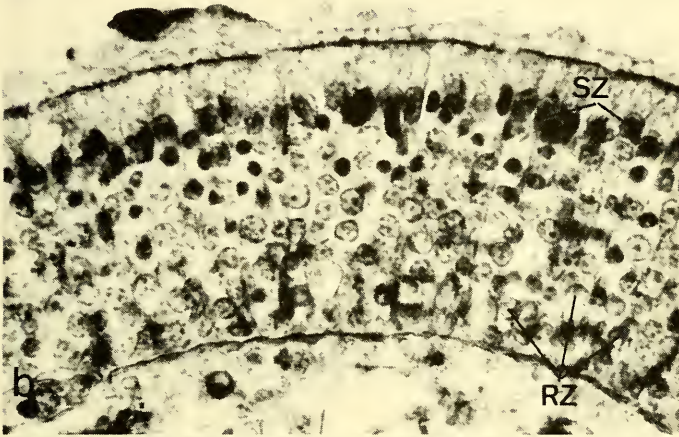
Die Kerne der Riehzellen sind bei *S. minutus* länglich-tropfenförmig (Breite 4–5 µm), bei den übrigen Arten rund (Durchmesser 5 µm). Die Stützzellkerne bilden – außer bei *S. minutus* – eine geschlossene Kernlage über den Reihen der Riehzellkerne.

Bei *S. araneus* und *N. fodiens* sind die Kerne der Stützzellen regelmäßig oval, bei den *Crocidura*arten unregelmäßig ovoid bis länglich tropfenförmig. Bei der Zwergspitzmaus sind die Stützzellkerne tropfenförmig und unregelmäßig zwischen den obersten Schichten der Rezeptorzellkerne verteilt.

Die Höhe des olfaktorischen Epithels variiert bei jeder Art, je nachdem, wieviele Rezeptorkernreihen übereinandergelagert sind (Tab. 1). Die größten Epithelstärken finden sich jeweils auf den konvexen Partien der Turbinalia und dem Septum, die niedrigsten auf den konkaven Muschelteilen und der lateralen Nasenwand.

Mit maximal 10 Rezeptorkernreihen und einer maximalen Dicke von 65 µm hat die Wasserspitzmaus das niedrigste Riechepithel, was sich auch in der Gesamtzahl der Riehzellen niederschlägt (s. u.).

Abb. 7: Querschnitte durch die Riechschleimhaut. a: *Neomys fodiens*, b: *Crocidura russula*, c: *Sorex minutus*. SZ = Stützzellkerne, RZ = Riehzellkerne. – Cross sections through the olfactory epithelium. SZ = nuclei of supporting cells, RZ = nuclei of receptor cells.



	Anzahl Rezeptor- kernreihen	Gesamthöhe des olfakt. Epith. (μm)
<i>Neomys fodiens</i>	1 - 10	20 - 65
<i>Sorex araneus</i>	1 - 13	16 - 80
<i>Sorex minutus</i>	1 - 12	14 - 70
<i>Crocidura leucodon</i>	1 - 12	18 - 72
<i>Crocidura russula</i>	1 - 13	17 - 85

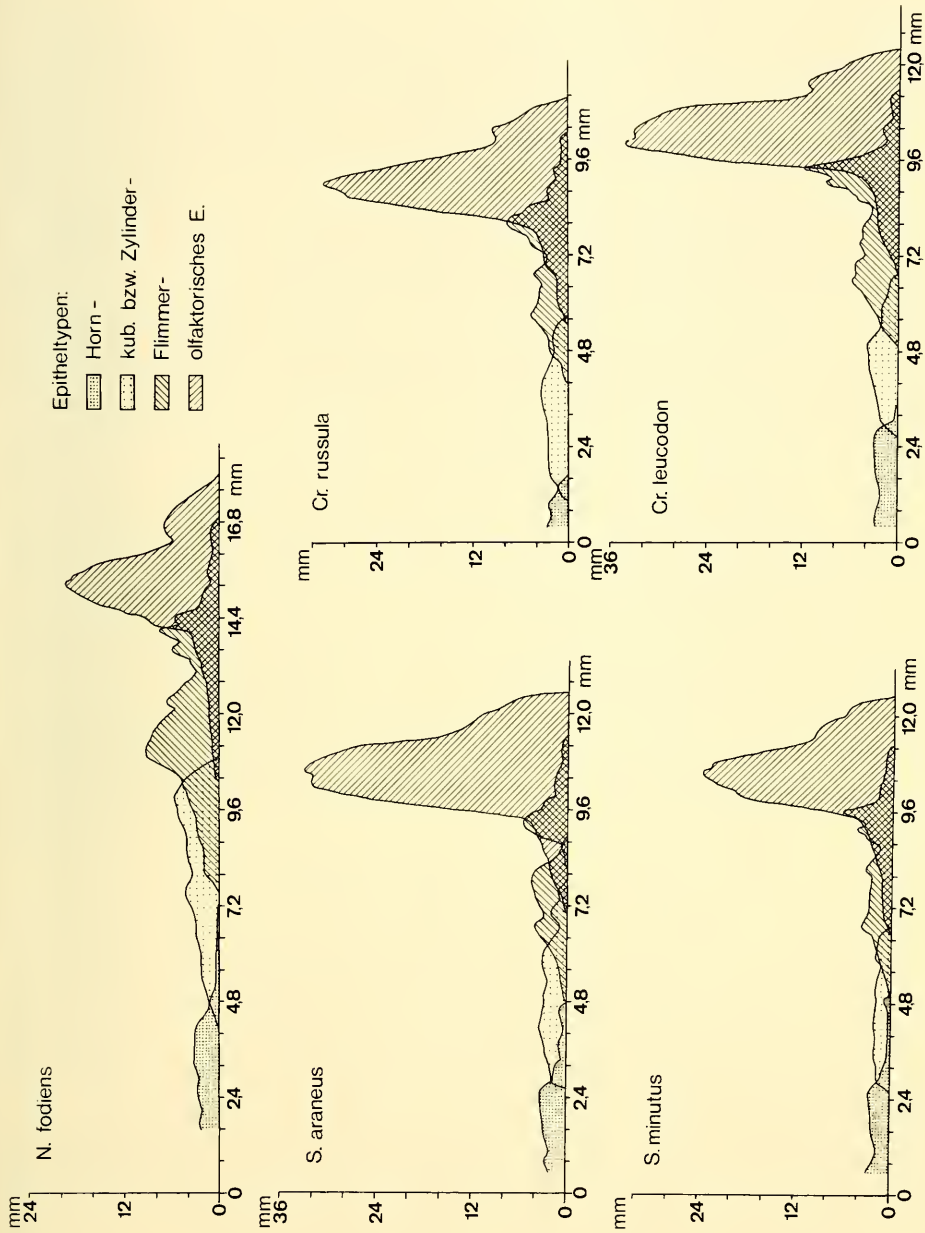
Tab. 1: Aufbau und Dicke des olfaktorischen Epithels. – Number of rows of olfactory cell nuclei and thickness of the olfactory epithelium.

3.3 Quantitative Befunde (alle Zahlenangaben gelten für 1 Nasenhöhle)

Tab. 2 enthält die Werte für die Flächenausdehnung der vier Epitheltypen der Nasenhöhle. In Abb. 8 ist für je ein Tier pro Art die Ausdehnung der Epithelien, d. h. die durch Ausmessen der Querschnitte gefundenen Strecken in mm, in Abhängigkeit vom Abstand von der Nasenöffnung eingetragen. Die unter einer Kurve liegende Fläche entspricht jeweils der Oberfläche des betreffenden Epitheltyps. Schrumpfungseffekte, die sich beim Fixieren und Entwässern ergaben, wurden hierbei nicht berücksichtigt, aber da alle Tiere gleich behandelt wurden, sind die Werte miteinander vergleichbar.

Die Kurven zeigen, daß bei den *Sorex*- und *Crocidura*arten die innere Oberfläche der Nasenhöhle in der Regio olfactoria enorm vergrößert ist. Bei *Neomys fodiens* ist die Ausdehnung des olfaktorischen Epithels dagegen geringer, während Zylinder- und Flimmerepithel relativ dazu größere Flächen einnehmen. Der Anteil des Riechepithels an der gesamten inneren Oberfläche der Nasenhöhle ist bei ihr mit 42,9% (Tier 1) bzw. 39,3% (Tier 2) um ca. $\frac{1}{3}$ geringer als bei den vier terrestrischen Arten (61,7–67,4%) (Tab. 2).

Abb. 8: Transversale Ausdehnung der Epithelien (Ordinate) in Abhängigkeit vom Abstand von der Nasenöffnung (Abszisse). – Transversal size of the epithelia (ordinate) in dependence on the distance from the nostrils (abscissa).



		Epithelflächen in mm ² (in Klammern: % der Gesamtoberfläche)					
Tier-Nr.	gesamt	Hornepithel	Zylinderepithel	Flimmerepithel	olfaktorisches E.		
Neomys fodiens	1 120,35 (100)	12,35 (10,3)	20,5 (17,0)	35,9 (29,8)	51,6 (42,9)		
	2 108,9 (100)	9,4 (8,6)	21,5 (19,8)	35,2 (32,3)	42,8 (39,3)		
Sorex araneus	1 104,5 (100)	7,5 (7,2)	11,7 (11,2)	15,4 (14,7)	69,9 (66,9)		
	2 139,6 (100)	6,4 (4,6)	14,8 (10,6)	24,3 (17,4)	94,1 (67,4)		
Sorex minutus	1 55,6 (100)	4,5 (8,1)	5,3 (9,5)	11,5 (20,7)	34,3 (61,7)		
	2 74,0 (100)	6,2 (8,4)	6,8 (9,2)	14,2 (19,2)	46,8 (63,2)		
Crociodura leucodon	1 109,2 (100)	6,8 (6,2)	9,6 (8,8)	25,2 (23,1)	67,6 (61,9)		
	2 130,0 (100)	6,9 (5,3)	9,9 (7,6)	29,6 (22,8)	83,6 (64,3)		
Crociodura russula	1 86,4 (100)	2,3 (2,7)	10,2 (11,8)	18,0 (20,8)	55,9 (64,7)		

Tab. 2: Epithelflächen und prozentualer Anteil der Epithelien an der Gesamtoberfläche der Nasenhöhle. — Size of keratinized, unkeratinized cubical or cylindrical, ciliated and olfactory epithelium. In brackets: size of epithelia expressed as percentage of the total amount of the inner surface of the nasal fossa.

Abgesehen von der wesentlich kleineren Zwergspitzmaus sind auch die Absolutwerte für die Riechfeldgröße bei *Neomys* am geringsten, obwohl sie die größte der untersuchten Arten ist.

Diese Ergebnisse ließen bereits die im vorigen Abschnitt besprochenen morphologischen Befunde erwarten, wonach die Pars ethmoturbinalis und damit die Siebbeinmuscheln bei *Neomys* im Vergleich zu den übrigen Spezies am kürzesten sind. Andererseits besitzen Naso- und Maxilloturbinalen bei der Wasserspitzmaus wegen ihrer speziellen Form eine größere Oberfläche, was sich in einem höheren Anteil an Zylinder- und v. a. Flimmerepithel niederschlägt.

Es liegt nahe, aus diesen Befunden der Wasserspitzmaus geringere Riechleistungen zuzuschreiben. Nach MÜLLER (1955) und KOLB (1971) müssen für die Beurteilung des Riechvermögens außer der Riechfeldgröße aber auch die Rezeptorgröße und die Rezeptordichte herangezogen werden.

Für die Rezeptorgröße ergaben sich bei den 5 Soricidenarten keine lichtmikroskopisch feststellbaren signifikanten Unterschiede (s. vorheriger Abschnitt). Die Dichte und Gesamtzahl der Riechzellen wurde für je 1 Tier pro Art auf folgende Weise bestimmt:

Jeder 50. Schnitt durch die Regio olfactoria wurde fotografiert und ca. 80fach vergrößert.

Mit Hilfe eines Kurvimeters konnte auf jedem der Fotos die Ausdehnung von 1-, 2-, usw. -reihigem Riechepithel bestimmt werden. Durch stichprobenartiges Auszählen der Riechzellkerne wurde die durchschnittliche Riechzellendichte für die jeweilige Epithelstärke ermittelt. Die Multiplikation dieser Werte mit der entsprechenden Längenausdehnung ergab die Gesamtzahl an Riechzellen für jeden der betreffenden Schnitte, die Division der Riechzellenzahl durch die gesamte Ausdehnung des Riechepithels auf den Schnitten die durchschnittliche Riechzellendichte/mm². Die Gesamtzahl der Riechzellen errechnet sich durch Multiplikation der durchschnittlichen Riechzellendichte mit der Gesamtfläche des olfaktorischen Epithels (Tab. 3).

Während die Dichte der Rezeptoren geringe Schwankungen bei den verschiedenen Arten zeigt, ist die Gesamtrezeptorenzahl bei *Neomys fodiens* mit $3,7 \times 10^6$ deutlich am geringsten.

Tier-Nr.	Riechzellen- dichte/mm ²	Riechzellen- zahl gesamt
<i>Neomys fodiens</i> 2	$8,6 \times 10^4$	$3,7 \times 10^6$
<i>Sorex araneus</i> 1	$9,3 \times 10^4$	$6,5 \times 10^6$
<i>Sorex minutus</i> 2	$8,6 \times 10^4$	$4,0 \times 10^6$
<i>Crocidura leucodon</i> 1	$9,1 \times 10^4$	$5,1 \times 10^6$
<i>Crocidura russula</i> 1	$8,2 \times 10^4$	$5,5 \times 10^6$

Tab. 3: Riechzellendichte und Gesamtzahl der Riechzellen (in 1 Nasenhöhle). – Density and total amount of olfactory cells (in 1 nasal fossa).

4. Diskussion

4.1 Anatomie der Nasenhöhle

Als Vertreter einer phylogenetisch ursprünglichen Säugetiergruppe besitzen die Soriciden ein relativ einfach gebautes Cavum nasi, das mit je 1 Atrio-, Maxillo- und Nasoturbinalen, 3 Endo- und 3 Ektoturbinalien ausgestattet ist. Da die gleiche Zahl und Anordnung der Turbinalien auch bei Angehörigen anderer Insectivorenfamilien (z. B. *Talpa europaea*, *Erinaceus europaeus*, *Tenrec ecaudatus*) auftreten (PAULLI 1900), kann man annehmen, daß diese Form des Nasenskeletts weitgehend dem Grundtyp der Placentalia-Nase ähnelt, von dem sich wahrscheinlich die Nasenhöhlen der anderen Säugetierordnungen ableiten lassen (vgl. WÖHRMANN-REPENNING 1975).

Erwartungsgemäß weisen die intranasalen Elemente der fünf untersuchten Soricidenarten einen ziemlich einheitlichen Bau auf. Dennoch wurden einige, vor allem die Struktur der Seitenlamellen der Siebbeinmuscheln betreffende Merkmale gefunden, durch die sich die beiden Soricidenunterfamilien voneinander unterscheiden.

Am auffälligsten sind die Unterschiede in der Zahl der Seitenlamellen bei den Ektoturbinalien: bei den Crocidurinae sind alle 3 Ektoturbinalien bilamellär, bei den Soricinae jeweils nur 2. Ein Unterschied, dem funktionelle Bedeutung zukommt, betrifft die Ausbildung des Epiturbinalen am Endoturbinale I: bei den Soricinae wird es vom Endoturbinale I und II gegen das Septum hin abgeschirmt, bei den Crocidurinae tritt es zwischen den beiden genannten Endoturbinalien fast bis ans Septum heran. Da nach WÖHRMANN-REPENNING (1975) die Hauptmasse der zu überprüfenden Luft subtectal und median am Septum vorbeiströmt, kommen die entsprechenden Partien des Epiturbinalen bei den Crocidurinae besser mit Geruchsmolekülen in Verbindung.

Da insgesamt gesehen bei den Vertretern der Crocidurinae die Tendenz zur Entwicklung von Seitenlamellen und akzessorischen Leisten stärker ausgeprägt ist als bei den Soricinae, finden sich in ihrem Siebbeinlabyrinth mehr schmale Durchgänge zwischen den Riechwülsten. Derartige Engstellen bedingen einen intensiveren Kontakt zwischen den in der passierenden Luft enthaltenen Geruchsstoffen und den Rezeptoren und ermöglichen dadurch eine bessere Reizaufnahme (KOBL 1971).

Bei *Neomys fodiens* sind die Knochenlamellen der Siebbeinmuscheln kürzer und plumper, die Durchgänge zwischen den Muschelteilen weiter als bei den übrigen Arten.

Die spezielle Form des Maxilloturbinalen bei *Neomys* könnte sich aus dem bei den anderen Arten angetroffenen bilamellären Typ abgeleitet haben, indem die Dorsallamelle – abgesehen von einem kurzen Stück am rostralen Abschnitt – reduziert wurde, Basal- und Ventrallamelle dagegen extrem verlängert und S-förmig gekrümmt wurden. Dadurch ist die Oberfläche des Maxilloturbinalen von *Neomys* in der Regio respiratoria stark vergrößert, zusammen mit dem ebenfalls verlängerten Nasoturbinale wird das Nasenlumen optimal ausgefüllt, so daß die Atemluft intensiver erwärmt und angefeuchtet werden kann. Daneben kommt dem Maxilloturbinale noch eine andere wichtige Funktion zu: durch seine Form und Lage bewirkt es, daß die eingeatmete Luft nicht sofort in den Ductus nasopharyngeus und damit in die Luftröhre gelangt, sondern es kanalisiert einen Teil des Luftstromes weiter nach hinten in das Siebbeinlabyrinth, wodurch die Geruchsrezeption ermöglicht wird (WÖHRMANN-REPENNING 1975). Inwieweit diese Funktion durch den be-

sonderen Bau des Maxilloturbinalbe bei *Neomys* beeinflusst wird, läßt sich allein aus der Kenntnis der Form nicht abschätzen.

4.2 Rückschlüsse auf das Riechvermögen

Riechschwellenbestimmungen bei Soriciden fehlen. Zur Abschätzung des Riechvermögens läßt sich vergleichsweise der Igel (*Erinaceus europaeus*; Insectivora) heranziehen, für den Riechschwellenbestimmungen von BRETTING (1972) vorliegen.

Der Grundbauplan der Nasenhöhle des Igels stimmt weitgehend mit dem der Soriciden überein, das Riechepithel ist bei ihm jedoch stärker ausgebildet: 5–16 Rezeptorkernreihen liegen übereinander, die Dicke des Riechepithels liegt zwischen 40 und 90 μm (WÖHRMANN-REPENNING 1975). Zieht man noch die größere Nasenhöhle des Igels in Betracht, so dürften sich bei ihm für Rezeptorendichte und -anzahl wesentlich höhere Werte ergeben als bei den Soriciden.

Seine Riechleistungen sind nach BRETTING (1972) als mittelmäßig zu bewerten und entsprechen in etwa denen des Menschen. Der Schwellenwert für Buttersäure beträgt im günstigsten Fall $1,1 \times 10^9$ Moleküle/ cm^3 . Diese Riechleistungen befähigen den Igel, zerquetschte Maikäfer bis auf eine Entfernung von 25 cm, *Carabus violaceus* bis auf 1 m olfaktorisch zu lokalisieren. Stark duftende Objekte werden auch aus größerer Entfernung (bis 11 m) wahrgenommen (HERTER 1957).

Das Verhalten der Soriciden beim Beutefang spricht dafür, daß ihr Geruchsvermögen eher noch schlechter ist als das des Igels. An Vertretern aller 5 untersuchten Spezies konnten wir beobachten, daß Arthropoden und andere kleine Wirbellose nur auf wenige Zentimeter Distanz wahrgenommen und meist erst nach Berührung mit den Vibrissen als Nahrung erkannt werden. Eine gezielte Annäherung aus größerer Entfernung oder ein Verfolgen der Beute konnte nie beobachtet werden. Dieselben Beobachtungen machten FONS (1974) an *Suncus etruscus* und BAXTER und MEESTER (1980) an afrikanischen *Crocidura*- und *Myosorex*-Arten. Auch CROWCROFT (1957, S. 29) bemerkte bei den Soriciden „their inability to find food until they almost fall over it“. Nach SCHMIDT (1979) sollen jedoch Hausspitzmäuse vergrabenes Futter bis zu einer Schichtdicke von 5 cm olfaktorisch lokalisieren können.

Die Feststellung, daß das Riechvermögen der Soriciden schlechter ist als das des Igels, ließe sich mit der bei ihnen geringeren Rezeptorenzahl und -dichte in Einklang bringen.

Allerdings hat neben Zahl, Dichte und Größe der Riechzellen auch deren Feinstruktur, vor allem die Größe der Riechköpfchen und -cilien, Einfluß auf das Riechvermögen. Lichtmikroskopisch lassen sich hierüber keine Aussagen machen, elektronenmikroskopische Untersuchungen liegen weder für den Igel noch für Soriciden vor.

GRÜN WALD (1969) meint, daß dem Geruchsvermögen der Soriciden eine wichtige Rolle zukommt, da der Bulbus olfactorius mehr als ein Drittel des Großhirns umfaßt. BRETTING (1972) weist jedoch darauf hin, daß die Größe und Struktur des Bulbus olfactorius allein kein Maß für das Geruchsvermögen bzw. die Riechschwelle sind, da seine Hauptaufgabe in der Differenzierung zwischen den einzelnen Geruchsqualitäten besteht und nur in geringem Maß in der Perception geringster Duftstoffmengen. Die Größe des Bulbus olfactorius bei den Soriciden bzw. den Insektivoren allgemein (LE GROS CLARK 1932) erklärt sich wohl daraus, daß bodenlebende Kleinsäuger einem hohen Störpegel bei der geruchlichen Orientierung ausgesetzt sind und deshalb ein leistungsfähiges Differenzierungsorgan notwendig ist (BRETTING 1972).

Die kleinere Riechfläche und geringere Zahl der Riechzellen bei *Sorex minutus* müssen nicht unbedingt geringere Riechleistungen zur Folge haben: in der kleinen Nasenhöhle dieser Art stehen die Turbinalia sehr eng beieinander, so daß ein besonders intensiver Kontakt mit der auf Geruchsmoleküle zu prüfenden Atemluft erfolgen kann.

Anders sind die Verhältnisse bei der Wasserspitzmaus, die von den untersuchten Arten die größte Nasenhöhle, aber die geringste Rezeptorenzahl und kleinste Riechfläche besitzt. Allerdings können nach NEUHAUS (1957 b) aus der Rezeptorenzahl nicht ohne weiteres Rückschlüsse auf das Riechvermögen gezogen werden. Seine Untersuchungen ergaben, daß die Riechschärfe der Rezeptorenzahl nicht proportional ist, sondern in einem logarithmischen Verhältnis zu ihr steht. Bei kontinuierlicher Abnahme der Rezeptoren ändert sich die Riechschwelle zunächst nur geringfügig, um erst unterhalb einer bestimmten Rezeptorenzahl anzusteigen.

Zieht man zur Beurteilung des Riechvermögens jedoch auch die Dicke des olfaktorischen Epithels heran (KOLB 1971, BHATNAGER und KALLEN 1974, zitiert nach OBST und SCHMIDT 1976), so läßt die Wasserspitzmaus geringere Riechleistungen erwarten als die untersuchten *Sorex*- und *Crocidura*arten. Dies ließe sich mit ihrer Ernährungsweise in Einklang bringen: nach NIETHAMMER (1978) besteht ihre Nahrung zu 74–95% aus wasserlebenden Organismen, meist Insektenlarven, bei deren Auffindung der Geruchssinn – auch auf kürzeste Distanz – wohl nicht beteiligt ist, zumal die Nasenöffnungen unter Wasser verschlossen werden (KAHMANN 1952). Nach LUTHER (1936) und eigenen Beobachtungen wird die Beute erst als solche erkannt und ergriffen, wenn sie mit den Vibrissen oder der Schnauzenspitze berührt wird, ein Verfolgen der Beute unter Wasser konnte nie beobachtet werden.

BAUCHOT und STEPHAN (1968) fanden bei *Neomys* und anderen semiaquatischen Insektivoren eine Vergrößerung der taktilen Anteile des Trigemini, was für die Beteiligung taktiler, möglicherweise auch teletaktiler Reize beim Beutefang spricht.

Allerdings muß berücksichtigt werden, daß der Geruchssinn auch in anderen Funktionskreisen als dem des Beutefangs eine Rolle spielt. Die bei den verschiedenen Spitzmausspezies unterschiedliche Ausstattung mit Duftdrüsen und beobachtete Markierungstätigkeiten (Zusammenfassung bei PODUSCHKA 1976) lassen vermuten, daß olfaktorische Reize bei der innerartlichen Kommunikation beteiligt sind. Inwieweit dabei das Jacobsonsche Organ beteiligt ist, ist noch völlig ungeklärt, nach unseren Befunden ist es mit Sinnesepithel ausgekleidet, eine nähere Analyse konnte im Rahmen der vorliegenden Untersuchung nicht durchgeführt werden.

5. Danksagung

Wir danken Herrn Prof. Dr. Rolf Siewing, Erlangen, der die Durchführung dieser Arbeit ermöglichte. Unser weiterer Dank gilt Herrn Roland Hanke, technischer Angestellter, der uns bei der technischen Durchführung wertvolle Hinweise und Unterstützung gab.

6. Literatur

- ANDRES, K. H. 1969: Der olfaktorische Saum der Katze. – Z. Zellforsch. 96: 250–274
— — 1975: Neue morphologische Grundlagen zur Physiologie des Riechens und Schmeckens. – Arch. Oto-Rhino-Laryng. 210: 1–41
- BAUCHOT, R. u. H. STEPHAN 1968: Etude des modifications encéphaliques observées chez les Insectivores adaptés à la recherche de nourriture en milieu aquatique. – Mammalia 32: 228–275
- BAXTER, R. M. u. J. MEESTER 1980: Notes on the captive behaviour of five species of southern African shrews. Säugetierkundl. Mittlg. 28: 55–62
- BLENDINGER, W. 1904: Das Cribrum der Säugetiere. – Gegenbaurs morph. Jahrb. 32: 452–478
- BOJSEN-MØLLER, F. u. J. FAHRENKRUG 1971: Nasal swell bodies and cyclic changes in the air passage of the rat and rabbit nose. – J. Anat. 110: 25–37
- BRETTING, H. 1972: Die Bestimmung der Riechschwellen bei Igel (*Erinaceus europaeus* L.) für einige Fettsäuren. – Z. Säugetierkunde 37: 286–311
- CROWCROFT, P. 1957: The life of the shrew. – Max Reinhardt, London
- FONS, R. 1974: Le repertoire comportemental de la Pachyure etrusque, *Suncus etruscus* (Savi 1822). – La terre et la vie 28: 131–157
- GANESHINA, L. V., N. N. VORONTSOV u. V. I. CHABOVSKY 1957: (Comparative morphological study of the nasal cavity structure in certain representatives of the order Insectivora.) – Zool. Zhurnal (Moskau) 36: 122–138
- GRÜNWARD, A. 1969: Untersuchungen zur Orientierung der Weißzahnspeitzmäuse (Soricidae – Crocidurinae). – Z. vgl. Physiol. 65: 191–217
- GURTUVOI, N. N. 1966: (Ecological-morphological differences in the structure of the nasal cavity in the representatives of the orders Insectivora, Chiroptera and Rodentia.) – Zool. Zhurnal (Moskau) 45: 1536–1551
- HERTER, K. 1957: Das Verhalten der Insektivoren. – Handbuch der Zoologie 10 (10): 1–50
- KAHMANN, H. 1952: Aus dem Leben der Wasserspitzmaus. – Kosmos 48: 263–269
- KOLB, A. 1971: Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen der Nasenhöhle und des Riechepithels einiger Fledermausarten. – Z. Säugetierk. 36: 202–213
- KRISTENSEN, H. 1951: Decalcification investigation. – Biol. Ber. 74: 5
- LE GROS CLARK, W. E. 1932: The brain of the Insectivora. – Proc. Zool. Soc. Lond. II, 102: 975–1013
- LUTHER, W. 1936: Beobachtungen an einer gefangenen Wasserspitzmaus. – Zool. Garten (N. F.) 8: 303–307
- MÜLLER, A. 1955: Quantitative Untersuchungen am Riechepithel des Hundes. – Z. Zellforsch. 41: 335–350
- NEUHAUS, W. 1953: Über die Riechschärfe des Hundes für Fettsäuren. – Z. vgl. Physiol. 35: 527–552
— — 1957a: Unterschiede in der Riechschärfe bei Hunden. – Z. vgl. Physiol. 40: 65–72
— — 1957b: Über das Verhältnis der Riechschärfe zur Zahl der Riechrezeptoren. – Verh. d. Dtsch. Zool. Ges. 25: 385–392
- NIETHAMMER, J. 1978: Weitere Beobachtungen über syntope Wasserspitzmäuse der Arten *Neomys fodiens* und *N. anomalus*. – Z. Säugetierkd. 43: 313–321
- OBST, CH. u. U. SCHMIDT 1976: Untersuchungen zum Riechvermögen von *Myotis myotis* (Chiroptera). – Z. Säugetierkd. 41: 101–108
- PAULLI, S. 1900: Über die Pneumaticität des Schädels bei den Säugetieren. – Morph. Jb. 28: 147–251, 483–564
- PODUSCHKA, W. 1976: Die bisher bekannte Verständigung der Insektivoren. – Scritti in memoria di Augusto Toschi, Supplemento alle Ricerche di Biologia della Selvaggina, VII, 1: 595–648
- REINBACH, W. 1952: Zur Entwicklung des Primordialcraniums von *Dasypus novemcinctus* L. I. – Z. Morph. Anthropol. 44: 375–444

- SCHMIDT, U. 1979: Die Lokalisation vergrabenen Futters bei der Hausspitzmaus, *Crocidura russula* Hermann. – Z. Säugetierk. **44**: 59–60
- — u. A. NADOLSKI 1979: Die Verteilung von olfaktorischem und respiratorischem Epithel in der Nasenhöhle der Hausspitzmaus, *Crocidura russula* (Soricidae). – Z. Säugetierk. **44**: 18–25
- SEIFERT, K. 1970: Die Ultrastruktur des Riechepithels beim Makrosomatiker. – In: BARGMANN u. DOERR: Normale und pathologische Anatomie, Bd. **21**: Thieme, Stuttgart
- SHARMA, D. R. 1958: Studies on the anatomy of the Indian Insectivore *Suncus murinus*. – J. Morph. **102**: 427–535
- STEPHAN, H. 1967: Zur Entwicklungshöhe der Insektivoren nach Merkmalen des Gehirns und die Definition der „Basalen Insektivoren“. – Zool. Anz. **179**: 177–199
- WÖHRMANN-REPENNING, A. 1975: Zur vergleichenden makro- und mikroskopischen Anatomie der Nasenhöhle europäischer Insektivoren. – Gegenbaurs morph. Jb. **121**: 698–756
- — 1977: A comparative Study on the Nasal Fossae of *Tupaia glis* and Four Insectivores. – Anat. Anz. **142**: 331–345

Anschriften der Verfasser:

Brigitte Söllner,

Institut für Zoologie der Universität Erlangen-Nürnberg,
Universitätsstr. 19, 8520 Erlangen

Dr. R. Kraft, Zoologische Staatssammlung,
Maria-Ward-Str. 1b, 8000 München 19

Angenommen am 21. 7. 1980